

## 高纤维食物对板齿鼠行为时间分配的影响

龚鹏博<sup>1</sup>, 刘全生<sup>1,\*</sup>, 冯志勇<sup>2</sup>, 秦姣<sup>1</sup>, 陈琴<sup>3</sup>, 姚丹丹<sup>2</sup>, 黄小丽<sup>1</sup>, 高志祥<sup>2</sup>

(1. 广东省昆虫研究所, 广东 广州 510260; 2. 广东省农业科学院 植物保护研究所, 广州 510640; 3. 中国科学院华南植物园, 广州 510650)

**摘要:** 食物资源或能量收支的变化会影响动物的行为模式。该研究采用高纤维饲料和标准鼠饲料分别饲喂两组板齿鼠, 以红外摄像机录像第 20 天时各组板齿鼠取食、活动、休息和理毛等 4 种行为, 分析了板齿鼠的昼夜节律及高纤维食物对其昼夜节律的影响。结果表明, 板齿鼠的活动行为主要在夜间进行; 高纤维食物对板齿鼠行为模式的影响主要表现在夜间活动、取食增多, 而白天休息增多。

**关键词:** 板齿鼠; 高纤维食物; 行为; 时间分配

中图分类号: S443.5; Q958.122.5

文献标志码: A

文章编号: 0254-5853-(2011)02-0236-05

## Effects of high-fiber diet on timing of behaviors in *Bandicota indica*

GONG Peng-Bo<sup>1</sup>, LIU Quan-Sheng<sup>1,\*</sup>, FENG Zhi-Yong<sup>2</sup>, QIN Jiao<sup>1</sup>, CHEN Qin<sup>3</sup>,  
YAO Dan-Dan<sup>2</sup>, HUANG Xiao-Li<sup>1</sup>, GAO Zhi-Xiang<sup>2</sup>

(1. Guangdong Entomological Institute, Guangzhou 510260, China; 2. Plant Protection Research Institute, Guangdong Academy of Agriculture Sciences, Guangzhou 510640, China; 3. South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

**Abstract:** Food resources and energy budget affect the behaviors and time budgets of animals. To clarify the effects of a high-fiber diet on greater bandicoot rat (*Bandicota indica*) behavior, we compared *B. indica* under a high-fiber diet and a standard rat diet using video monitoring. Our results show that *B. indica* are mainly active and feed at night, typical of nocturnal animals. A high-fiber diet resulted in a longer time to feed and become active at night and reduced the time spent feeding during the day. These findings suggest that food quality plays an important role in the behavioral timing of *B. indica*; this helps to understand seasonal changes in behavior demonstrated by *B. indica*.

**Key words:** *Bandicota indica*; High-fiber diet; Behavior; Time budget

动物各种行为在一天当中具有一定的时间分配模式, 这是动物在长期进化过程中对各种内外环境因子的综合适应策略 (Rodo et al, 1992; Rodo et al, 1993; Tobler et al, 1998)。鼠类中有昼行性、夜行性和昼夜均有活动的种类, 如鼯形鼠 (*Spalax ehrenbergi*) (Zuri & Terkel, 1996)、西伯利亚花鼠 (*Tamias sibiricus*) (Jin et al, 2004)、达乌尔黄鼠 (*Spermophilus dauricus*) (Cong et al, 2008) 等为昼行性种类; 而褐家鼠 (*Rattus norvegicus*)、小家鼠 (*Mus musculus*)、大仓鼠 (*Cricetulus triton*) (Cong et al, 2008) 和黑线姬鼠 (*Apodemus agrarius*)、社鼠

(*Niviventer confucianus*) (Jiang et al, 2006) 等为夜行性种类; 青海田鼠 (*Microtus fuscus*) (Li et al, 2001)、东方田鼠 (*Microtus fortis*) (Hu et al, 2002)、甘肃鼯鼠 (*Myospalax cansus*) (Li et al, 2003)、布氏田鼠 (*Lasiopodomys brandtii*) (Liu et al, 2007)、莫氏田鼠 (*Microtus maximowiczii*) (Cong et al, 2008) 等为昼夜均有活动的种类。昼夜活动节律存在显著的种间差异。虽然同一物种的行为时间分配模式具有一定刚性, 但也会受食物可获得性改变的影响, 如限食可使小家鼠 (Blank & Desjardins, 1985) 活动性显著增加, 而使花栗鼠 (*Tamias minimus*) (Cormish &

收稿日期: 2010-09-04; 接受日期: 2011-02-21

基金项目: 广州市科技计划项目 (2008Z1-E101); 广东省科技计划项目 (2008B020900005, 2010B020311003); 广东省自然科学基金 (10151026001000006)

\*通讯作者 (Corresponding author), E-mail: liuqs@gdei.gd.cn

第一作者简介: 龚鹏博 (1980-), 男, 硕士研究生, 助理研究员。主要从事鼠害防治与鼠类行为生态学研究

Mrosovsky, 1965) 活动性显著降低。随着季节变化、迁移扩散或人类耕作, 野生农田鼠类常常面临食物质量的变化, 而食物质量变化对鼠类的行为时间分配有何影响, 尚缺乏相应的研究。

板齿鼠 (*Bandicota indica*) 隶属于鼠科 (Muridae) 板齿鼠属 (*Bandicota*), 主要分布于我国的广东、广西、福建、台湾、云南和贵州等地, 以及东南亚地区, 是热带亚热带地区重要的农田害鼠之一。板齿鼠多在夜间活动 (Zhang & Wang, 1998), 但尚无具体定量研究。板齿鼠以植食性食物为主, 如水稻、甘蔗、甘薯等纤维类食物, 也取食淀粉类和动物性食物 (Zhang & Wang, 1998; Feng et al, 2010)。食物质量变化对板齿鼠的昼夜节律和行为时间分配有何影响, 尚无研究报道。本文通过比较板齿鼠在两种不同纤维含量食物驯化后的行为时间分配, 揭示板齿鼠的昼夜活动规律及高纤维食物对其的影响, 增进对板齿鼠的活动习性和行为的可塑性的了解, 为野外板齿鼠调查和防治提供行为学参考依据。

## 1 材料方法

### 1.1 实验动物和饲料成分

实验用捕自广东省江门市新会地区农田中的板齿鼠, 带回广州的动物饲养室内单只驯养于铁丝笼 (50 cm×35 cm×19 cm, 长×宽×高) 中, 以干稻谷饲喂, 自由取食饮水, 光周期 12 L : 12 D (6:00~18:00 为光照期, 与当时自然光周期相似), 自然温度 (25~30℃)。

饲料成分: 标准鼠料 (广东省医学实验动物中心生产, SCXK(粤)2008-0002): 热值 16.13 kJ/g, 其中粗纤维、粗蛋白、粗脂肪和粗灰分含量分别为 4.23%、21.60%、6.49%和 7.66%; 标准兔料 (广东省医学实验动物中心生产, SCXK(粤)2008-0002): 热值 16.64 kJ/g, 其中粗纤维、粗蛋白、粗脂肪和粗灰分含量分别为 12.42%、21.36%、5.17%和 8.74%。

### 1.2 实验方法

实验前选取健康成年非繁殖期、体重相当的板齿鼠 14 只 (6♂, 8♀), 改喂低纤维含量的标准鼠料。一个月后, 根据体重及性别将动物平均分为对照组 [3♂, 4♀, 平均体重 (563.5±43.4)g] 和高纤维组 [3♂, 4♀, 平均体重 (536.5±44.6)g]。对照组依旧饲喂标准鼠料, 高纤维组改喂高纤维含量的标准兔饲料, 实验为期 20 d。实验过程中, 对照组 1 只雄鼠

状态不佳, 除去不用作分析。

在实验第 19 d 时, 以高清摄录系统进行昼夜 24 h 录像, 夜间由摄像头自带红外灯补光录像。录像期间的光周期和温度与驯化期间一致。为减少观察者间的差异, 固定观察者对录像进行观察记录, 以每分钟 (min) 为一单位, 记录期间的主要活动行为。行为分为取食、活动、休息和理毛等 4 种。取食, 动物进行咀嚼、进食、饮水等行为; 活动, 动物在笼内走动、探视、抓咬等行为; 休息, 动物静止不动或处于睡眠状态; 理毛, 动物用嘴或爪梳理身体表面的动作 (Hu et al, 2002; Liu et al, 2007; Zhao et al, 2009)。

### 1.3 统计分析

统计分析在 SPSS 13.0 中进行。数据在分析前进行正态分布检验, 雌雄各行为间无显著差异, 合并分析。各行为数据昼夜间比较采用配对 *t* 检验, 组间比较采用独立样本 *t* 检验, 相关分析采用 Spearman's rho (2-tailed) 检验。数值皆以平均值±标准误 (Mean±SE) 呈现, *P*<0.05 为差异显著。

## 2 结果与分析

### 2.1 板齿鼠的行为时间分配

对照组板齿鼠一天内各行为所占用时间和百分比分别为: 取食, (69.67±5.67) min, 4.84%; 活动, (214.17±31.87) min, 14.87%; 休息, (976.33±45.09) min, 67.80%; 理毛, (179.83±28.41) min, 12.49% (图 1)。对照组板齿鼠夜间活动时间, 占全天活动时间的 70.66%, 夜间理毛时间, 占全天气理毛时间的 64.32%, 显著多于白昼; 夜间休息时间, 占全天休息时间的 42.73%, 显著少于白昼; 夜间取食时间, 占全天取食时间的 51.44%, 与白昼无差异 (表 1)。

高纤维组板齿鼠一天内各行为所占用时间和百分比分别为: 取食, (74.14±12.85) min, 5.15%; 活动, (313.71±57.09) min, 21.79%; 休息, (882.57±50.93) min, 61.29%; 理毛, (169.57±14.49) min, 11.78% (图 2)。各行为在一天中占比大小依次为休息、活动、理毛和取食, 与对照组相似。高纤维组板齿鼠夜间活动时间, 占全天活动时间的 77.96%, 夜间取食时间, 占全天取食时间的 80.16%, 显著多于白昼; 夜间休息时间, 占全天休息时间的 36.08%, 显著少于白昼; 夜间理毛时间, 占全天气理毛时间的 57.54%, 与白昼相似 (表 1、图 2)。

此外, 虽然高纤维组板齿鼠的各行为的日时间

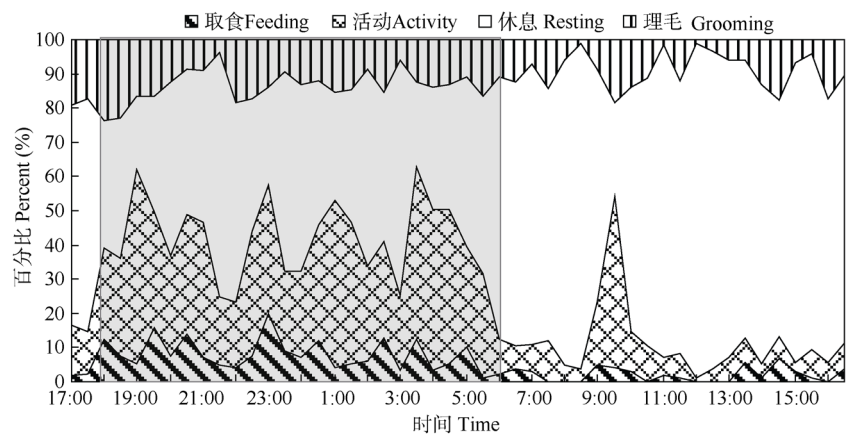


图 1 对照组板齿鼠各行为昼夜时间分配

Fig. 1 Time budget of behaviors in the control group of *Bandicota indica*

以每 30 min 内对照组 6 只实验鼠的各行为时间的均值作图，图中灰色阴影示 18:00—6:00 的夜间时段。  
Drawing with the mean time of 30 min of various behaviors in each group with 6 mice, the gray shadows shows the night time from 18: 00 to 6: 00.

表 1 对照组和高纤维组板齿鼠昼夜间行为差异的比较

Tab. 1 Comparison of Diurnal behaviors between the control group and the treatment *Bandicota indica*

		对照组 Control(min)			高纤维组 Treatment(min)			<i>t</i>	<i>P</i>
		<i>N</i> = 6			<i>N</i> = 7				
取食 Feeding	昼 Day	33.83	±	4.13	14.71	±	5.92	<b>2.560</b>	<b>0.027</b>
	夜 Night	35.83	±	6.97	59.43	±	9.27	-1.976	0.074
		<i>(t</i> =-0.201, <i>P</i> =0.849)			<i>(t</i> =-5.104, <i>P</i> =0.002)				
活动 Activity	昼 Day	62.83	±	9.84	69.14	±	7.37	-0.522	0.612
	夜 Night	151.33	±	30.83	244.57	±	53.39	-1.444	0.177
		<i>(t</i> =-2.695, <i>P</i> =0.043)			<i>(t</i> =-3.474, <i>P</i> =0.013)				
休息 Resting	昼 Day	559.17	±	10.31	564.14	±	11.47	-0.318	0.757
	夜 Night	417.17	±	48.37	318.43	±	51.30	1.385	0.194
		<i>(t</i> =2.656, <i>P</i> =0.045)			<i>(t</i> =4.537, <i>P</i> =0.004)				
理毛 Grooming	昼 Day	64.17	±	7.97	72.00	±	6.00	-0.799	0.441
	夜 Night	115.67	±	23.05	97.57	±	10.10	0.759	0.464
		<i>(t</i> =-2.632, <i>P</i> =0.046)			<i>(t</i> =-3.148, <i>P</i> =0.020)				

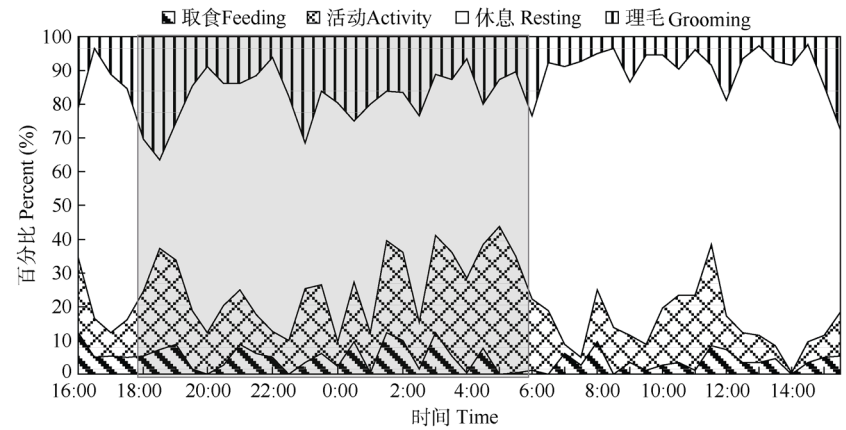


图 2 高纤维组板齿鼠各行为昼夜时间分配

Fig. 2 Time budget of behaviors in the control group of *Bandicota indica*

以每 30 min 内高纤维组 7 只实验鼠的各行为时间的均值作图，图中灰色阴影示 18:00—6:00 的夜间时段。  
Drawing with the mean time of 30 min of various behaviors in each group with 7 mice, the gray shadows shows the night time from 18: 00 to 6: 00.

分配与对照组无差异, 但高纤维组板齿鼠白昼取食时间显著少于对照组, 仅为对照组的 43.48 %, 而夜间的取食时间比对照组增加 65.87 % (表 1)。

## 2.2 各行为间的相关性

对照组: 休息和取食、活动、理毛都呈极显著的负相关关系 ( $r = -0.669$ 、 $-0.840$  和  $-0.724$ ,  $P < 0.001$ ); 而活动与取食 ( $r = 0.270$ ,  $P < 0.001$ )、理毛之间 ( $r = 0.198$ ,  $P < 0.001$ ) 存在显著的正相关关系; 取食与理毛没有显著相关性 ( $r = 0.049$ ,  $P = 0.369$ )。

高纤维组: 休息和取食、活动、理毛都呈显著负相关关系 ( $r = -0.620$ 、 $-0.887$  和  $-0.675$ ,  $P < 0.001$ ); 活动与取食、活动与理毛和取食与理毛之间呈正相关关系, 相关系数分别为 ( $r = 0.511$ 、 $0.383$  和  $0.257$ ,  $P < 0.001$ )。

## 3 讨 论

### 3.1 昼夜节律

本研究表明, 板齿鼠的活动行为主要在夜间进行, 夜间活动占总活动量的 70 % 以上; 夜间的理毛行为也多于白昼; 而白昼, 则以休息为主。因此, 板齿鼠是夜行性为主的动物。这与前人的野外观察结果一致 (Zhang & Wang, 1998)。板齿鼠作为一种生活于热带亚热带的植食性小型哺乳动物, 夜行性可能是其躲避白昼的酷热和天敌的一种行为适应对策。板齿鼠的摄食行为在对照组无显著昼夜差异; 而在高纤维组就表现出显著的夜行性, 暗示不同环境条件下板齿鼠行为节律的可塑性。此外, 板齿鼠有较多的自身理毛行为, 如对照组板齿鼠的理毛行为, 占总时间 12.49 %, 高纤维组, 占 11.78 %。自身理毛行为在非人类灵长类、鼠类等动物中发生较普遍, 主要功能是保持体表卫生, 也有修饰和吸引异性等作用 (Yanase et al, 1991; Imaizumi et al, 2000; Serafim & Filicio, 2002; Lv & Li, 2006)。

### 3.2 食物质量对行为时间分配的影响

动物的行为与动物的能量代谢需求变化有直接关系 (Halle & Stenseth, 2000), 而能量收支的变化取决于食物的能量高低和多少 (Veloso & Bozinovic, 1993)。本研究中, 高纤维食物对板齿鼠行为的时间分配有一定影响, 主要表现为减少白昼取食时间, 更倾向于夜间取食, 夜间活动行为也有一定程度增加, 但未达到显著水平, 对休息和理毛的影响不显著。Bondrup-nielsen (1992) 给草原田鼠 (*Microtus pennsylvanicus*) 从出生至 6 周内饲喂低蛋白食物, 结果发现饲喂低蛋白食物会使草原田鼠活动性增多。在小鼠和黑线仓鼠 (*Cricetulus barabensis*) 的随机饥饿期间, 其活动行为也会增加 (Zhao & Cao, 2009; Zhao et al, 2009)。因此, 增加活动可能是动物试图通过增加觅食以满足能量需求的一种积极的行为对策。此外, 饲喂高纤维饲料的板齿鼠主要在夜间增加活动和取食, 这与前人野外观察相似, 板齿鼠在食物紧缺、植物枯萎隐蔽条件差的冬春季, 会更多地夜间活动觅食 (Zhang & Wang, 1998), 这可能与较高的警觉性有关, 夜间便于其隐藏, 保证觅食安全。理毛行为的变化主要与食物成分、清理身体、天气因素等有关 (Perez & Veá Baro, 1999; Li et al, 2002; Hou et al, 2002)。在本研究中, 高纤维组和对照组之间的理毛行为无显著差异, 表明理毛行为在板齿鼠中具有一定的必要性。此外, 也可能与理毛行为本身耗能较少有关。

板齿鼠是一种独居性的农业害鼠, 常年在野外活动, 食物质量仅是影响其行为时间分配的环境因素之一, 而诸如天敌、温度、同种或共域分布的其他鼠种等对其行为时间分配的影响值得进一步的研究, 这对全面掌握板齿鼠在野外环境中的行为模式, 为农业害鼠防控提供有效的建议和指导都具有重要意义。

## 参考文献:

- Blank JL, Desjardins C. 1985. Differential-effects of food restriction on pituitary testicular function in mice [J]. *Am J Physiol* **248**: R181-189.
- Bondrup-nielsen S. 1992. Early malnutrition increases emigration of adult female meadow voles, *Microtus pennsylvanicus* [J]. *Oikos*, **67**: 317-320.
- Cornish ER, Mrosovsky N. 1965. Activity during food deprivation and satiation of six species of rodents [J]. *Anim Behav*, **13**: 242-248.
- Cong L, Liu XH, Zhang JX, Cao Y. 2008. Daily rhythms of several agricultural rodent species in the laboratory in Heilongjiang [J]. *Plant Prot*, **34**(3): 54-58. [丛 林, 刘晓辉, 张健旭, 曹 煜. 2008. 实验室条
- 件下黑龙江几种主要农田害鼠昼夜活动节律的研究. 植物保护, **34**(3): 54-58.]
- Feng ZY, Qiu JR, Yao DD, Huang L, Zeng FJ, Gao Z, Sui JJ. 2010. Study on food structure of *Bandicota indica* under natural conditions [J]. *Chn J Vector Biol Control*, **21**(1): 23-25. [冯志勇, 邱俊荣, 姚丹丹, 黄立胜, 曾繁娟, 高志祥, 隋晶晶. 2010. 自然条件下板齿鼠的食物结构研究. 中国媒介生物学及控制杂志, **21**(1): 23-25.]
- Halle S, Stenseth NC. 2000. Activity Patterns in Small Mammals, An Ecological Approach [M]. New York: Springer-Verlag.
- Hou JH, Lu JQ, Wang KY, Jue QY. 2002. Crouching behavior of *Macaca*

- mulatta* in Taihang Mountains in captivities [J]. *Acta Theriol Sin*, **22**(3): 228-232. [侯进怀, 路纪琪, 王坤英, 瞿文元. 2002. 笼养太行山猕猴的理毛行为. 兽类学报, **22**(3): 228-232.]
- Hu ZJ, Guo C, Wang Y, Zhang MW, Chen ZQ. 2002. Daily activity rhythms of Yangtze Vole [J]. *Chn J Zool*, **37**(1): 18-22. [胡忠军, 郭聪, 王勇, 张美文, 陈志全. 2002. 东方田鼠昼夜活动节律观察. 动物学杂志, **37**(1): 18-22.]
- Imaizumi M, Sawano S, Takeda M, Fushiki T. 2000. Grooming behavior in mice induced by stimuli of corn oil in oral cavity [J]. *Physiol Behav*, **71**: 409-414.
- Jiang SR, Zheng XF, Shen B, Hao LB. 2006. Circadian activity rhythm of the two kinds of rodents in captive in spring [J]. *J Zhejiang Univ Sci Technol*, **18**(1): 19-22. [姜仕仁, 郑肖锋, 沈斌, 郝磊斌. 2006. 笼养条件下两种鼠春季昼夜的活动节律比较. 浙江科技学院学报, **18**(1): 19-22.]
- Jin ZM, Yang CW, Jin JL, Tong YH. 2004. Regularity of day and night behavior of *Eutamias sibiricus* in laboratory [J]. *For Pest Disease*, **23**(3): 23-25. [金志民, 杨春文, 金建丽, 佟亚辉. 2004. 花鼠试验室条件下昼夜活动规律的研究. 中国森林病虫, **23**(3): 23-25.]
- Li BG, Zhang P, Watanabe K, Tan CL. 2002. Does allogrooming serve a hygienic function in the Sichuan snub-nosed monkey(*Rhinopithecus roxellana*) ? [J] *Acta Zool Sin* **48**(6): 707-715. [李保国, 张鹏, 渡边邦夫, 谈家伦. 2002. 川金丝猴的相互理毛行为是否具有卫生功能? 动物学报, **48**(6): 707-715.]
- Li FZ, Wang LM, Li GQ, Wu GK, Wei BQ, Chen HG, Liu ZC. 2001. Survey of the regularity of activity in *Microtus fuscus* [J]. *Mod Prevent Med*, **28**(4): 429-430. [李富忠, 汪立茂, 李光清, 吴国康, 魏柏青, 陈洪规, 刘振才. 2001. 青海田鼠活动规律的调查. 现代预防医学, **28**(4): 429-430.]
- Li JG, He JP, Wang TZ. 2003. Behavioural activity of the Gansu zokor(*Myospalax cansus*) in summer and autumn under the cage condition [J]. *J Northwest Univ : Nat Sci ed*, **33**(2): 217-222. [李金钢, 何建平, 王廷正. 2003. 笼养条件下甘肃鼯鼠夏秋季行为活动节律. 西北大学学报: 自然科学版, **33**(2): 217-222.]
- Liu QS, Li JY, Wang DH. 2007. Ultradian rhythms and the nutritional importance of caecotrophy in captive Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) [J]. *J Comp Physiol B*, **177**(4): 423-432.
- Lv JQ, Li BG. 2006. Diurnal activity budgets of the Sichuan snub-nosed monkey (*Rhinopithecus roxellana*) in the Qinling Mountains of China [J]. *Acta Theriol Sin*, **26**(1): 26-32. [吕九全, 李保国. 2006. 秦岭川金丝猴的昼间活动时间分配. 兽类学报, **26**(1): 26-32.]
- Perez AP, Veá Baro JJ. 1999. Does allo-grooming serve a hygienic function in *Cercocebus torquatus junulatus* ? [J] *Am J Primatol*, **49**: 223-242.
- Rodo R, Bronchti G, Wollberg Z, Terkel J. 1992. Sensitivity to light of the blind mole rat: Behavioral and neuroanatomical study [J]. *Israel J Zool*, **38**(3-4): 323-331.
- Rodo R, Shanas U, Zuri I, Terkel J. 1993. Seasonal activity in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*) [J]. *Can J Zool*, **71**(9): 1733-1737.
- Serafim AP, Filicio LF. 2002. Reproductive experience influences grooming behavior during pregnancy in rats [J]. *Brazilian J Med Biol Res*, **35**: 391-394.
- Tobler I, Herrmann M, Cooper HM, Negroni J, Nevo E, Achermann P. 1998. Rest-activity rhythm of the blind mole rat *Spalax ehrenbergi* under different lighting conditions [J]. *Behav Brain Res*, **96**(1-2): 173-183.
- Veloso C, Bozinovic F. 1993. Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent [J]. *Ecology*, **74**: 2003-2010.
- Yanase M, Kanosue K, Yasuda H, Tanaka H. 1991. Salivary secretion and grooming behaviour during heat exposure in freely moving rats [J]. *J Physiol*, **432**: 585-592.
- Zhang ZB, Wang ZW. 1998. Ecology and Management of Rodent Pests in Agriculture Editorial Board [M]. Beijing: Ocean Press: 192-193. [张知彬, 王祖望. 1998. 农业重要害鼠的生态学及控制对策. 北京: 海洋出版社, 192-193.]
- Zhao ZJ, Cao J. 2009. Plasticity in energy budget and behavior in Swiss mice and striped hamsters under stochastic food deprivation and refeeding [J]. *Comp Biochem Physiol A*, **154**(1): 84-91.
- Zhao ZJ, Wang RR, Cao J, Pei LY. 2009. Effect of random food deprivation and refeeding on energy budget and development in mice [J]. *Zool Res*, **30**(5): 534-538. [赵志军, 王瑞瑞, 曹静, 裴兰英. 2009. 随机限食和重喂食小鼠能量收支和生长发育的可塑性. 动物学研究, **30**(5): 534-538.]
- Zuri I, Terkel J. 1996. Locomotor patterns, territory, and tunnel utilization in the mole-rat *Spalax ehrenbergi* [J]. *J Zool*, **240**(1): 123-140.